ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 33, 5, 1999

УДК 576.895.42 : 591.465.31

ОРГАНИЗАЦИЯ ЖЕНСКОЙ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КЛЕЩЕЙ MYOBIA MURISMUSCULI (TROMBIDIFORMES: MYOBIIDAE)

© **С. А. Филимонова**

Впервые исследовано внутреннее строение женской репродуктивной системы миобий. В ее состав входят непарный яичник, сложноорганизованный железистый яйцевод, семяприемник и кутикулярная вагинальная полость, сообщающаяся с наружным яйцевыводным отверстием. Яичник изогнутой формы. Его апикальная часть образована многочисленными отростками соматических клеток гонады, которые принимают участие в обмене веществ между развивающимися ооцитами и окружающими тканями. Питающие клетки не обнаружены. Вителлогенез происходит в особых яйцевых карманах, которые представляют собой выпячивания стенки гонады. Яйцевод включает три отдела, различающиеся как структурой составляющего их эпителия, так и характером секреторного продукта. В первых двух отделах яйцевода происходит доразвитие ооцитов и формирование яйцевых оболочек. Самый крупный дистальный отдел яйцевода никогда не содержит ооцита. Он имеет обширную полость, заполненную секретом и сообщается непосредственно с вагиной.

ВВЕДЕНИЕ

Клещи сем. Myobiidae совершенно не исследованы в отношении их внутренней анатомии. В пределах подотряда Trombidiformes данное семейство обычно относят к комплексу Cheyletoidea. Среди семейств этого комплекса внутренняя анатомия была изучена на светооптическом уровне только у некоторых видов сем. Cheyletidae, в том числе описана и половая система самок (Акимов, Горголь, 1990). Более подробно с применением электронной микроскопии исследована только женская половая система *Demodex folliculorum* (Simon), представителя сем. Demodicidae, также принадлежащего к комплексу Cheyletoidea (Desh, Nutting, 1978). Наибольшее число работ по этой теме среди Trombidiformes посвящено сем. Tetranychidae (Blauvelt, 1945; Crooker, Cone, 1979; Weyda, 1980; Mothes, Seitz, 1981; Pijnacker e. a., 1981; Mothes-Wagner, Seitz, 1984; Alberti, Crooker, 1985; Matsubara e. a., 1992). Однако и в отношении этого семейства многие вопросы организации женской половой системы остаются не вполне ясными.

Для большинства тромбидиформных клещей характерным является непарный яичник, из которого развивающиеся ооциты частично выдаются в полость тела, будучи окруженными только базальной мембраной гонады (Mothes, Seitz, 1981; Mothes-Wagner, Seitz, 1984). Происхождение последней в большинстве случаев остается неизвестным. Своего рода загадкой можно считать и вопрос об образовании оболочек вокруг вителлогенных ооцитов, а также об их связи с яйцеводами. У представителей большей части исследованных семейств подотряда Trombidiformes развивающиеся ооциты связаны цитоплазматическими мостиками с так называемыми питающими клетками, подобно тому, как это имеет место в политрофных овариолах насекомых. Однако данные о функции этих клеточных элементов совершенно отсутствуют в литературе (Crooker, Cone, 1979; Alberti, Crooker, 1985; Pijnacker e. a., 1981; Акимов, Горголь, 1990). То же можно сказать и о соматических клетках гонады.

Без решения этих вопросов рост и созревание ооцитов клещей нельзя представить как единый процесс, что затрудняет проведение соответствующих аналогий с другими группами членистоногих.

Таким образом, исследование женской репродуктивной системы миобий помимо своей конкретной задачи имеет целью приблизить решение некоторых общих вопросов ее организации у тромбидиформных клещей в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Клещей *Myobia murismusculi* (Schrank) собирали с белых лабораторных мышей и после нескольких осторожных проколов кутикулы погружали в раствор 2.5 %-ного глутаральдегида, приготовленный на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4). Дофиксацию проводили в 1 %-ном растворе OSO_4 на том же буфере. Материал заливали в смесь смол эпон 812. Полутонкие срезы окрашивали смесью метиленового синего с азуром II (pH 6.8). Тонкие срезы после стандартной обработки растворами уранилацетата и цитрата свинца просматривали в электронном микроскопе TESLA—BS 500.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Женская половая система взрослых миобий занимает большую часть внутреннего пространства гистеросомы, от синганглия до терминального отверстия, существенно превосходя по объему органы пищеварения. Она включает непарный яичник, сложно организованный крупный яйцевод, вагинальную полость и семяприемник (рис. 1; 2, *1*; 5, *4*; см. вкл.). В яичнике одновременно развивается более десятка ооцитов, около пяти из них находятся на разных стадиях вителлогенеза, однако самый зрелых ооцит всегда существенно обгоняет в своем развитии последующие. Вероятно, это объясняется большими размерами зрелых яиц и ограниченной длиной яйцевода, в котором осуществляются завершающие этапы оогенеза. Полностью готовое к откладке яйцо занимает бóльшую часть яйцевода и составляет в длину около половины тела самки (рис. 2, 3).

Яичник миобий имеет изогнутую форму (рис. 1; 2, *1*). Место его перегиба расположено непосредственно за синганглием и соответствует гермарию, так как здесь располагаются самые ранние стадии развития ооцитов. Вершина яичника загнута дорсокаудально относительно этого места и образована только соматическими клетками гонады. Этот участок, гомологичный, вероятно, концевому филаменту в овариолах насекомых, имеет весьма своеобразное строение. Соматические клетки яичника формируют здесь многочисленные особенно длинные и тонкие отростки, внутри которых клеточные органоиды отсутствуют (рис. 3, *1*, *2*; 4, *1*; см. вкл.). Такие отростки образуют целое поле из параллельно расположенных мембран, которое на светооптическом уровне можно принять за самостоятельный орган. На сагиттальных срезах самок этот участок гонады выглядит как светлый треугольник, расположенный между кишечником и вителлогенными ооцитами (рис. 1; 2, *1*). На ультраструктурном уровне прослеживается связь описанных отростков с ядросодержащими частями соматических клеток гонады. Особенно значительное скопление соматических клеток можно наблюдать в области перегиба гонады. Вентрально от него расположены самые ранние стадии развития ооцитов. Соматические клетки окружают их в основном по периферии гонады, формируя таким образом ее стенку. Часть этих клеток располагается в промежутках между ооцитами. Снаружи к соматическим клеткам примыкают мышечные элементы, которые в верхней части гонады не образуют сплошного слоя, а представлены отдельными отростчатыми клетками неправильной формы.

Никакого другого типа клеток нельзя обнаружить в верхней части гонады так же, как и на всем остальном ее протяжении. Мы не наблюдали также в яичнике взрослых

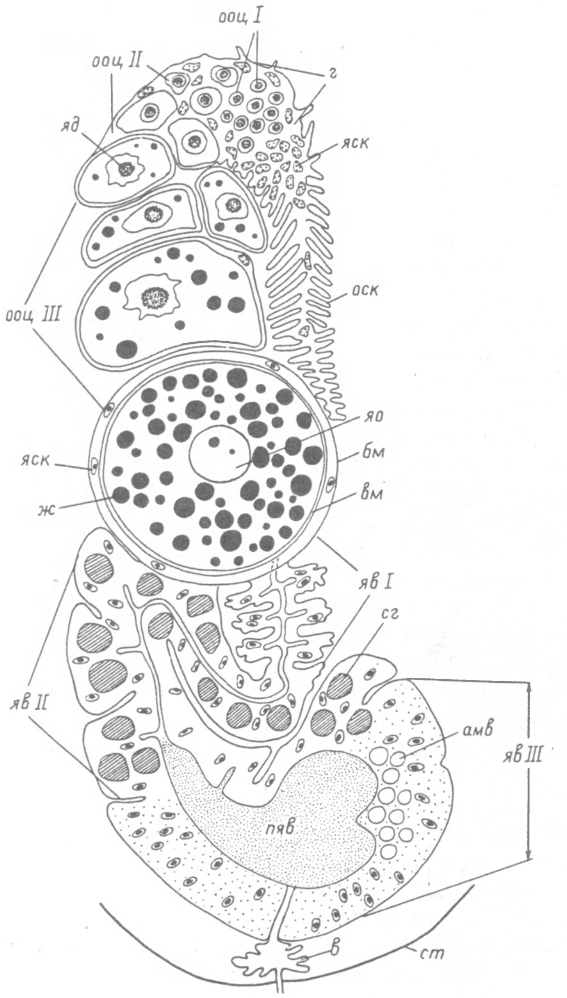

Рис. 1. Схема строения репродуктивной системы самок *Myobia murismusculi* (семяприемник и мышечная оболочка гонады не показаны).

амв — внутренние анастомозы микроворсинок в апикальной части клеток; *бм* — базальная мембрана; *в* — вагина; *вм* — вителлиновая мембрана; *г* — гермарий; *ж* — гранулы желтка; *ооц I* — ооциты в зоне гермария; *ооц II* — превителлогенные ооциты; *ооц III* — вителлогенные ооциты, *оск* — отростки соматических клеток; *пяв* — полость дистальной части яйцевода; *сг* — секреторные гранулы; *ст* — стенка тела клеща; *яв I—III* — отделы яйцевода; *яд* — ядрышко; *яо* — ядро ооцита; *яск* — ядра соматических клеток гонады.

Fig. 1. The scheme of the reproductive system of *Myobia murismusculi* females (receptaculum seminis and muscles of gonade are not shown).

самок миобий ни картин митозов, ни клеток, которые морфологически можно было бы интерпретировать, как оогонии.

Ооциты гермария представлены однородной популяцией относительно мелких клеток, большую часть которых составляют правильной округлой формы светлые ядра около 5 мкм в диаметре. Их хроматин распылен, и в нуклеоплазме всегда присутствует уже довольно крупное ядрышко. В узком слое цитоплазмы молодых ооцитов различимы лишь рибосомы и мелкие митохондрии. В отличие от этого соматические клетки имеют ядра неправильной формы и несколько меньших размеров, так что больший диаметр их составляет не более 3—3.5 мкм. В нуклеоплазме всегда видны участки конденсированного хроматина. В цитоплазме соматических клеток обычно присутствуют разнообразные включения типа фагосом или остаточных тел (рис. 3, *1*). Возможно, здесь накапливаются продукты распада веществ, поступающих из окружающих тканей. Последнее обстоятельство позволяет предположить участие данного типа клеток в обмене веществ между ооцитами и окружающими тканями.

Большинство ооцитов в гермарии находится на стадии ранней диплотены, если судить по морфологии их ядер и небольшому объему окружающей цитоплазмы. На следующей стадии оогенеза, соответствующей периоду малого роста ооцитов, между ними и соматическими клетками гонады формируются навстречу друг другу многочисленные длинные микроворсинки (рис. 3, *1*, *2*). Присутствие таких микроворсинок на всех дальнейших этапах роста ооцитов и наличие вокруг них межклеточного вещества подобного тому, что имеет место между этими клетками в гермарии, позволяет предположить, что соматические клетки гонады в той или иной форме сопровождают и более поздние стадии роста ооцитов, вероятно, направляя свои отростки между ооцитом и базальной мембраной (рис. 3, *2*). Именно эти клетки формируют базальную мембрану яичника. Расположенные снаружи мышечные клетки не образуют сплошной оболочки по всей длине гонады, о чем свидетельствует, в частности, отсутствие у большинства ооцитов слоя дополнительной базальной мембраны, производной мышечной оболочки. Она легко прослеживается только вдоль яйцевода.

По мере увеличения размеров ооциты располагаются все более каудально в теле клеща. При этом они, вероятно, способны растягивать стенку гонады и, выдаваясь в полость тела клеща, образуют так называемые яйцевые карманы. В результате на поперечных срезах самок миобий можно одновременно наблюдать 3—4 развивающихся ооцита. Такие ооциты окружены по началу одной лишь базальной мембраной. Однако между ней и поверхностью ооцита всегда есть небольшая щель. Внутри нее присутствует слой межклеточного вещества средней электронной плотности, вероятно, выделяемый соматическими клетками гонады. Микроворсинки ооцита оказываются погружены в этот слой. У более продвинутых в своем развитии ооцитов окружающий слой имеет клеточное строение и состоит из длинных отростков соматических клеток, которые несут на своей поверхности регулярные микроворсинки. Цитоплазма отростков совершенно гомогенная и в ней не удается выявить никаких клеточных органоидов, за исключением крайне редких остаточных тел.

По мере роста в цитоплазме ооцитов появляется все больше желтковых гранул, имеющих правильную округлую форму и относительно крупные размеры. Кроме того, в ней присутствуют липидные включения и несколько более мелкие светлые вакуоли неизвестной природы, которые часто содержат материал средней электронной плотности. На поздних стадиях вителлогенеза в ооцитах в значительном количестве откладывается гликоген (рис. 4, *1*).

Ядра ооцитов в период вителлогенеза имеют неправильную амебообразную форму, что чрезвычайно характерно для этого типа клеток у разных членистоногих. Ядрышки по мере роста ооцитов увеличиваются в размерах и также выглядят активными до самого конца вителлогенеза. На заключительных этапах развития ооцита в его ядре исчезают ядрышко и ядрышкоподобные тельца, а на смену им в кариоплазме появляются электронноплотные структуры, которые можно интерпретировать, как хромосомы. Таким образом, переход ооцита в метафазу первого деления созревания происходит в организме самок.

Яйцевод представляет собой крупный орган, образующий несколько петлеобразных изгибов в задней части гистеросомы. Поскольку заключительные этапы оогенеза протекают уже внутри яйцевода, характер его укладки несколько различается у разных самок и зависит от стадии развития самого зрелого яйца. В случае, когда базальный ооцит самки еще относительно невелик и не входит внутрь яйцевода, его проксимальный отдел образует многочисленные складки (рис. 2, *1*). Когда ооцит поступает внутрь яйцевода, складки расправляются, а эпителиальная выстилка яйцевода растягивается на поверхности ооцита в виде тонкого слоя, напоминающего фолликулярный эпителий насекомых (рис. 2, *3*; 4, *1*).

Гистологически яйцевод разделяется на три отдела. В первых двух проксимальных отделах происходит доразвитие яиц и формирование вокруг них яйцевых оболочек. В дистальном (самом обширном) отделе яйцевода, который непосредственно соединяется с вагиной, зрелые яйца никогда не были обнаружены. Вероятно, их выведение происходит довольно быстро. Все три отдела яйцевода имеют железистый характер и четко различаются как морфологией образующих их клеток, так и характером самого секреторного продукта. Анализ срезов, изготовленных в трех различных плоскостях, показал, что все отделы яйцевода непосредственно переходят один в другой, между ними нет ни сфинктеров, ни каких-либо переходных зон. Слой мышечной оболочки яйцевода делается все более значительным при продвижении от его проксимального конца к дистальному.

Первый (проксимальный) отдел яйцевода имеет наиболее тонкую эпителиальную выстилку. В нерастянутом состоянии его клетки достигают в высоту 4—5 мкм и способны к образованию многочисленных складок. При этом они образуют неправильной формы выросты с наружной стороны органа, чем напоминают соматические клетки верхушки гонады. На апикальной поверхности эпителиальные клетки несут длинные неправильной формы микроворсинки, что также сближает их с клетками верхней части яичника. В то же время эпителиальные клетки проксимального отдела яйцевода отличает развитый синтетический аппарат и обилие секреторных включений (рис. 4, *2*). Ядрышко крупное, цитоплазма сплошь заполнена расширенными цистернами шероховатой эндоплазматической сети (*ш ЭПС*), которые имеют на срезе форму неправильных 4- и 5-угольников. Их внутреннее пространство заполнено тонковолокнистым материалом небольшой электронной плотности. В непосредственном контакте с ними можно наблюдать многочисленные мелкие профили аппарата Гольджи, где происходит образование секреторного продукта. Основная часть гранул, свободно лежащих в цитоплазме клеток, имеет размеры от 0.25 до 0.5 мкм и внутреннюю структуру в виде многочисленных разным образом ориентированных мелких трубочек (рис. 4, *3*). Подобного типа гранулы были описаны в фолликулярном эпителии блох, где показано, что они принимают участие в формировании яйцевых оболочек (Филимонова, 1996). Описанные гранулы миобий выделяются в просвет яйцевода, когда в него поступает очередной ооцит, и образуют на его поверхности рыхлый слой средней электронной плотности. Этот слой располагается снаружи от уже имеющегося к этому времени более широкого и светлого слоя, непосредственно примыкающего к поверхности ооцита (рис. 4, *2*). Вероятно, первый слой яйцевых оболочек образуется самим ооцитом.

Следующий затем второй отдел яйцевода имеет больший диаметр как за счет большей высоты составляющего его эпителия, так и за счет расширения просвета самого органа. Дистальная часть этого отдела яйцевода совместно с его третьим отделом образуют крупный орган, который можно было бы назвать маткой, однако, как уже было сказано, ооциты в нем никогда не наблюдались. Их можно обнаружить лишь в проксимальной части второго отдела яйцевода, где они проходят заключительные этапы своего развития. В то же время оба участка второго отдела яйцевода образованы одним и тем же типом железистого эпителия. Его клетки крупнее, чем в первом отделе яйцевода, и при отсутствии растяжения достигают до 10—13 мкм высоты. В дистальной части органа они образуют многорядный слой. Секреторный продукт здесь также совершенно иной природы и представляет собой крупные до 7 мкм шары, внутри которых располагается множество очень мелких электронноплотных включений. Эти внутренние включения имеют неправильную вытянутую форму, так что их малый диаметр составляет в среднем 0.07, а большой — около 0.11—0.15 мкм (рис. 5, *1*; см. вкл.). Шероховатая *ЭПС* в виде длинных фрагментов сконцентрирована преимущественно в базальной части клеток. В центральной и апикальной частях клеток обращают на себя внимание скопления мелких слегка изогнутых параллельных мембран с узким электронносветлым пространством между ними. По всей видимости, они представляют собой элементы гладкой *ЭПС*.

Апикальная поверхность эпителия в этом отделе яйцевода также покрыта микроворсинками. Если в полости органа находится зрелый ооцит, микроворсинки ориентируются параллельно его поверхности. При этом пространство, окружающее ооцит, заполняется мелкими включениями, подобными тем, что входят в состав секреторных шаров (рис. 5, *1*). Первое время они существуют в виде отдельных единиц, а позже сливаются в единый слой, соответствующий следующему слою яйцевых оболочек. Этот слой имеет максимальную плотность и на полутонких срезах при окраске азуром дает зеленую метахромазию, что предполагает возможность присутствия здесь фенольных соединений.

Третий (дистальный) отдел яйцевода самый крупный. Он непосредственно сообщается с вагиной и тем самым соединяет яйцевод с наружным половым отверстием, расположенным на терминальном конце тела самки (рис. 2, *2*). Подобно предыдущим участкам, третий отдел яйцевода также выстлан многорядным железистым эпителием. Его клетки еще более высокие и узкие, чем во втором отделе яйцевода. Их высота может достигать 20—22 мкм. Расширяется и просвет самого органа, который всегда заполнен базофильным секретом (рис. 2, *2*; 5, *2*). При окраске полутонких срезов метиленовым синим-азуром II (pH 6.8) секрет в полости органа имеет интенсивный синий цвет. Сама эпителиальная выстилка на протяжении большей части органа также окрашивается в синий цвет, однако в самой задней его части, сообщающейся с вагиной, клетки имеют фиолетовое окрашивание. Наблюдаемой разнице в окраске клеток соответствует на электронограммах различная морфология основного компонента их цитоплазмы — *ш ЭПС*, которая заполняет, как и в первом отделе яйцевода, большую часть внутреннего пространства клетки. В передней и средней частях органа, где клетки имеют синюю окраску, в их цитоплазме преобладают короткие расширенные фрагменты *ш ЭПС*. В задней части органа, напротив, цистерны *ш ЭПС* длинные, чрезвычайно плотно упакованы и имеют по ходу своему очень мелкие сферические расширения, что придает им вид мелких бус (рис. 5, *2*). Узкие промежутки между цистернами *ш ЭПС* имеют бóльшую плотность, чем окружающая цитоплазма клетки.

Значительный объем в клетке занимает аппарат Гольджи, который во всех частях третьего отдела яйцевода имеет сходный вид и представлен несколькими крупными скоплениями небольших пузырьков и мелких цистерн, которые по периферии окружены всегда секреторными гранулами низкой и средней электронной плотности. Размеры гранул колеблются от 0.15 до 0.20 мкм. Ближе к апикальному краю клеток гранул становится больше и они существенно крупнее (до 0.5 мкм). Вероятно, имеет место некоторая концентрация секреторного продукта внутри клеток. Однако она не меняет существенно плотность самого секрета. Выведение секрета происходит путем непосредственного слияния мембран гранул с апикальной клеточной мембраной (рис. 5, *2*). На поверхности клеток, как и в предыдущих отделах яйцевода, имеются неправильной формы частые микроворсинки. В дорсальной части органа они особенно развиты и образуют между собой многочисленные анастомозы, в результате чего поверхность эпителия в этой зоне представляет собой своеобразную ажурную сеть до 4—5 мкм высоты (рис. 1; 2, *1*; 5, *3*). Значение этого явления пока совершенно неясно.

В задней части третьего отдела яйцевода, где на полутонких препаратах эпителий окрашивается в фиолетовый цвет, внутренняя поверхность яйцевода покрыта тонким слоем кутикулы (рис. 5, *3*). При этом отмечено присутствие в эпителиальных клетках второго типа гранул, которые при тех же размерах (от 0.2 до 0.5 мкм) имеют повышенную электронную плотность, соответствующую плотности кутикулярного слоя (рис. 5, *3*). Кутикулярная выстилка нижнего отдела яйцевода продолжается непосредственно в кутикулярную выстилку вагинальной полости. Последняя имеет сложную конфигурацию и образована клетками эпителиально-мышечного типа. Для них характерны длинные неправильной формы отростки, которыми клетки контактируют друг с другом. Кутикула в вагинальной полости несколько толще, чем в дистальном отделе яйцевода, так как в ней имеется дополнительный более светлый наружный слой.

Семяприемник представляет собой мешкообразный овальный орган, расположенный в левой части тела клеща между петлями второго отдела яйцевода и дистальным отделом экскреторного органа (рис. 5, *4*). Размеры семяприемника могут значительно варьировать у разных особей, что говорит о его способности к растяжению. Стенка семяприемника образована внутренним эпителиальным слоем и чрезвычайно тонким наружным мышечным слоем. Эпителий слагается из сильно уплощенных клеток, на поверхности которых имеет место слой тонкой кутикулы. Интересно, что эта кутикулярная выстилка местами прерывистая и выглядит на срезах подобно пунктиру. В настоящий момент осталось неясным, к какой части органа приурочена такая модификация его стенки. Внутри семяприемника у всех исследованных самок были обнаружены спермии. Они прилегают к стенке органа, в то время как в центре его имеется полость, вероятно, заполненная жидким или полужидким содержимым. К сожалению, нам не удалось обнаружить связи семяприемника с какими-либо наружными протоками или другими частями женской репродуктивной системы. Вблизи его терминального конца выявлен кутикулярный проток, который своим дистальным концом сообщается с вагинальной полостью. Однако непосредственной связи семяприемника с этим протоком обнаружить не удалось. Внутри самого протока ни разу не наблюдались спермии. Таким образом, вопрос о том, как конкретно происходит оплодотворение зрелых яиц в организме самок миобий в настоящее время остается открытым.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что анатомическая организация женской репродуктивной системы миобий в общем плане весьма характерна для тромбидиформных клещей хейлетоидного комплекса и близких к ним групп. К наиболее устойчивым признакам можно отнести непарный характер гонады и дифференцированный на отделы крупный яйцевод, открывающийся в кутикулярную полость вагины, а также отсутствие придаточных желез. Менее устойчивым признаком является положение яйцевыводного отверстия, которое у близкородственных хейлетид располагается ближе к центру тела на его вентральной стороне (Акимов, Горголь, 1990), в то время как у миобий занимает терминальное положение, напоминая ситуацию у тетраниховых клещей (Blauvelt, 1945; Crooker, Cone, 1979).

Особенностью анатомической организации миобий можно считать изогнутую форму гонады, вершина которой образована многочисленными отростками соматических клеток. С одной стороны эти отростки вплотную примыкают к средней кишке и коксальным железам, а с другой — контактируют непосредственно с вителлогенными ооцитами, выступая в роли своеобразного посредника между ними. Высокая концентрация в этом участке параллельных мембран позволяет предположить, что в обмене веществ между этими органами определенную роль играют электрохимические процессы. Во всяком случае, среди тромбидиформных клещей легко найти примеры, где задача поступления в растущие ооциты необходимых нутриентов решается гораздо проще на основе их прямого контакта с кишечным эпителием (Mothes-Wagner, Seitz, 1984). Подобный тип организации верхней части гонады не описан к настоящему времени ни в одной из исследованных групп клещей и, возможно, является уникальной особенностью анатомии миобий.

Другой существенной особенностью *Myobia murismusculi* является то, что в яичниках взрослых самок на всех этапах оогенеза отсутствуют особые питающие клетки, широко распространенные среди самых разных групп клещей (Vistorin-Theis, 1978; Crooker, Cone, 1979; Weyda, 1980; Mothes, Seitz, 1981; Pijnacker e. a., 1981; Alberti, Crooker, 1985; Акимов, Горголь, 1990; Matsubara e. a., 1992; Шатров, 1996). Интересно, что среди исследованных в настоящее время тромбидиформных клещей они не обнаружены только в яичниках *Demodex folliculorum* (Desh, Nutting, 1978), которые подобно миобиям являются высокоспециализированными паразитами хейлетоидного комплекса. Не исключено, однако, что среди Cheyletoidea отсутствие в яичниках самок питающих клеток распространено гораздо шире. Имеющиеся в литературе данные по некоторым видам хейлетид не дают, к сожалению, однозначного ответа на этот вопрос, поскольку присутствующие в гермарии самок соматические клетки авторы трактуют как питающие без соответствующих указаний на их происхождение, а также наличие или отсутствие структурной связи с ооцитами (Акимов, Горголь, 1990). Не исключено, однако, что описанные клетки относятся к категории обычных соматических клеток стромы яичника или так же, как у миобий, имеют отношение к его оболочке. Дальнейшие более подробные исследования разных представителей хейлетид позволят прояснить ситуацию относительно клеточного состава женской гонады и выявить степень распространенности нутриментарного типа оогенеза среди клещей этой и близких к ним групп.

Переходя к рассмотрению общего принципа организации гонады миобий, отметим, что в акарологической литературе в настоящее время не существует единого мнения по вопросу о том, представляет ли собой яичник клещей цельный орган, имеющий сплошную наружную оболочку. У большинства исследованных групп клещей клеточная стенка гонады обычно хорошо выявляется в ее верхней части, где располагаются оогонии и превителлогенные ооциты, а также она становится очевидной в области яйцевода. Поэтому некоторые авторы указывают на присутствие оболочки гонады только в одном из этих двух районов (Mothes-Wagner, Seitz, 1981, 1984; Matsubara e. a., 1992; Шатров, 1996). Что же касается вителлогенных ооцитов, то в литературе принято представление о том, что они либо покидают гонаду и лежат свободно в полости тела клеща, что описано у хейлетид (Акимов, Горголь, 1990) и тромбикулид (Шатров, 1996), либо прободают стенку гонады, как это предполагается некоторыми авторами у тетраниховых клещей (Mothes-Wagner, Seitz, 1984). Во всех этих случаях, однако, вокруг растущих ооцитов отмечена базальная мембрана, происхождение которой, обычно не обсуждается. У тетраниховых клещей, однако, большинство авторов подразумевает, что базальная мембрана ооцитов является производным соматической ткани яичника, которая присутствует в его верхней части в виде отдельного эпителиального слоя. В этой связи нам кажется наиболее вероятным предположение о том, что яйцевые карманы, в которых происходит развитие вителлогенных ооцитов, представляют собой результат сильного растяжения стенки яичника, так что в этом месте от нее остается видна одна лишь базальная мембрана (Weyda, 1980). При этом имеется в виду, что оболочка яичника сохраняет свою непрерывность.

Данные настоящей работы подтверждают приведенную точку зрения в отношении миобий. Было установлено, что оболочка яичника взрослых миобий образована соматическими клетками гонады, выделяющими на своей наружной поверхности базальную мембрану. Если тела соматических клеток и даже их отростки местами могут отсутствовать, как это имеет место в области самых ранних вителлогенных ооцитов, то базальная мембрана оболочки гонады является непрерывной на всем ее протяжении.

Вокруг более продвинутых в своем развитии вителлогенных ооцитов оболочка становится толще и включает отростки соматических клеток. Тела их лежат, вероятно, в области перегиба гонады, также как и тела клеток, формирующих вершину яичника. Отростки соматических клеток в стенке яйцевых карманов отличает гомогенная слабо дифференцированная цитоплазма, и лишь слой микроворсинок на их поверхности, да редкие остаточные тела указывают на клеточный характер оболочки. Дифференцировка соматических клеток оболочки яичника наступает несколько дальше, на уровне зоны, непосредственно примыкающей к первому проксимальному отделу яйцевода. Эпителиальная выстилка яйцевода является, таким образом, прямым продолжением оболочки яичника и выполняет функции, присущие фолликулярному эпителию многих других групп животных, т. е. принимает участие в обмене веществ между ооцитом и окружающими тканями и формирует яйцевые оболочки.

По размерам и сложности дифференцировки яйцевода миобии, вероятно, лидируют среди исследованных к настоящему времени тромбидиформных клещей. Клетки, образующие эпителиальную выстилку яйцевода, обладают способностью к секреции материала самой различной природы, начиная от разных компонентов яйцевых оболочек и кончая продукцией кутикулы в дистальной части органа. При этом эпителиальные клетки разных участков яйцевода сохраняют некие общие черты строения. Все они имеют на своей апикальной поверхности неровные микроворсинки, а в цитоплазме хорошо развитые органоиды синтеза. Однако, как было показано, морфология *ш ЭПС* в клетках трех отделов яйцевода различается, что соответствует и разному типу секреторных гранул, производимых этими клетками. Бросается в глаза гипертрофия заднего отдела яйцевода. Он представляет собой, пожалуй, самый крупный железистый орган наблюдаемый у тромбидиформных клещей, если иметь в виду его массу относительно общей массы тела животного. Интересно, что этот орган не принимает непосредственного участия в созревании ооцитов, и остается предположить, что секрет, содержащийся в его полости, используется в качестве клеющего материала для удержания отложенных яиц на поверхности волос хозяина. Важность данного момента для размножения паразитов хотя бы отчасти объясняет его гипертрофию.

Автор выражает глубокую благодарность А. В. Бочкову за подготовку материала для настоящей работы и многочисленные консультации.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Грант № 97—04—489 777.

Список литературы

Акимов И. А., Горголь В. Т. Хищные и паразитические клещи — хейлетиды. Киев: Наукова думка, 1990. 119 с.

Филимонова С. А. Электронно-микроскопическое исследование оогенеза у блохи Xenopsylla cheopis // Цитология. 1996. Т. 38, № 7. С. 703—716.

Шатров А. Б. Ультраструктурные особенности превителлогенеза у яйцекладущих самок краснотелковых клещей // Цитология. 1996. Т. 38, № 10. С. 1036—1047.

Alberti G., Crooker A. R. Internal anatomy // Spider mites. Their biology, natural enemies and control. 1A (eds Helle W., Sabelis M. W.). Elsevier Sci. Publ. B. V., Amsterdam. 1985. P. 29—62.

Blauvelt W. E. The internal morphology of the common red spider mite (Tetranychus telarius Linn.) // Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stn. 1945. Vol. 270. P. 1—35.

Crooker A. R., Cone Jr. W. Structure of the reproductive system of the adult female two-spotted spider mite Tetranychus urticae // Recent Advances in Acarology (ed. Rodriguez J. G.). AP N. Y. San Francisco; London. 1979. Vol. 2. P. 405—411.

Desh C. E., Nutting Wm. B. Morphology and functional anatomy of Demodex folliculorum (Simon) of man // Acarologia. 1978. T. 19, fasc. 3. P. 422—462.

Matsubara T., Ohta Y., Ehara Sh. Fine structure of female and male reproductive organs in a spider mite Tetranychina harti (Ewing) (Acari: Tetranychidae) // Appl. Ent. Zool. 1992. Vol. 27, N 1. P. 65—78.

Mothes U., Seitz K. A. Licht und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Funktionsmorphologie von Tetranychus urticae (Acari, Tetranychidae). II. Weibliches Geschlechtssystem und Oogenese // Zool. Jb. Anat. 1981. Vol. 105. P. 106—134.

Mothes-Wagner U., Seitz K. A. Ultrahistology of oogenesis and vitellogenesis in the spider mite Tetranychus urticae // Tissue & Cell. 1984. Vol. 16, N 2. P. 179—194.

Pijnacker L. P., Ferwerda M. A., Helle W. Cytological investigation on the female and male reproductive system of the parthenogenetic privet mite Brevipalpus obovatus Donnadieu (Phytoptipalpidae, Acari) // Acarologia. 1981. T. 22, fasc. 2. P. 157—163.

Vistorin-Theis G. Anatomische Untersuchungen an Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes) // Acarologia. 1978. T. 19, fasc. 2. P. 242—257.

Weyda F. Reproductive system and oogenesis in active females of Tetranychus urticae (Acari, Tetranychidae) // Acta Entomol. Bohemoslov. 1980. Vol. 77. P. 375—377.

ЗИН, РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 24.12.1998

THE STRUCTURE OF FEMALE REPRODUCTIVE SYSTEM IN THE PARASITIC MITE MYOBIA MURISMUSCULI (TROMBIDIFORMES: MYOBIIDAE)

S. A. Filimonova

Key words: Myobiidae, *Myobia murismusculi*, female reproductive system, ultrastructure.

SUMMARY

The general morphology of the internal genital organs in *Myobia murismusculi* females have been studied by means of light and electron microscopy. It is shown, that their reproductive system is composed of the single ovary, long complex oviduct, cuticular vagina and receptaculum seminis. The apical region of the ovary is formed by the numerous processes of gonadian somatic cells. These cells generate the ovarian sheath and probably take place in oocyte's metabolism. Any nutritive cells in the *Myobia* ovary are absent. The vitellogenetic oocytes develope in the ovarian pouches like in other trombidiform mites. The oviduct consists of three parts, each of them has a specific ultrastructure and type of secretory product. Two proximal parts of the oviduct produce the egg-shell components, while the third distal part never contains oocytes. It could be suggested that this part produces a special secret onto the oocyte surface to glue the oocytes to the hairs of host.

Вклейка к ст. С. А. Филимонова

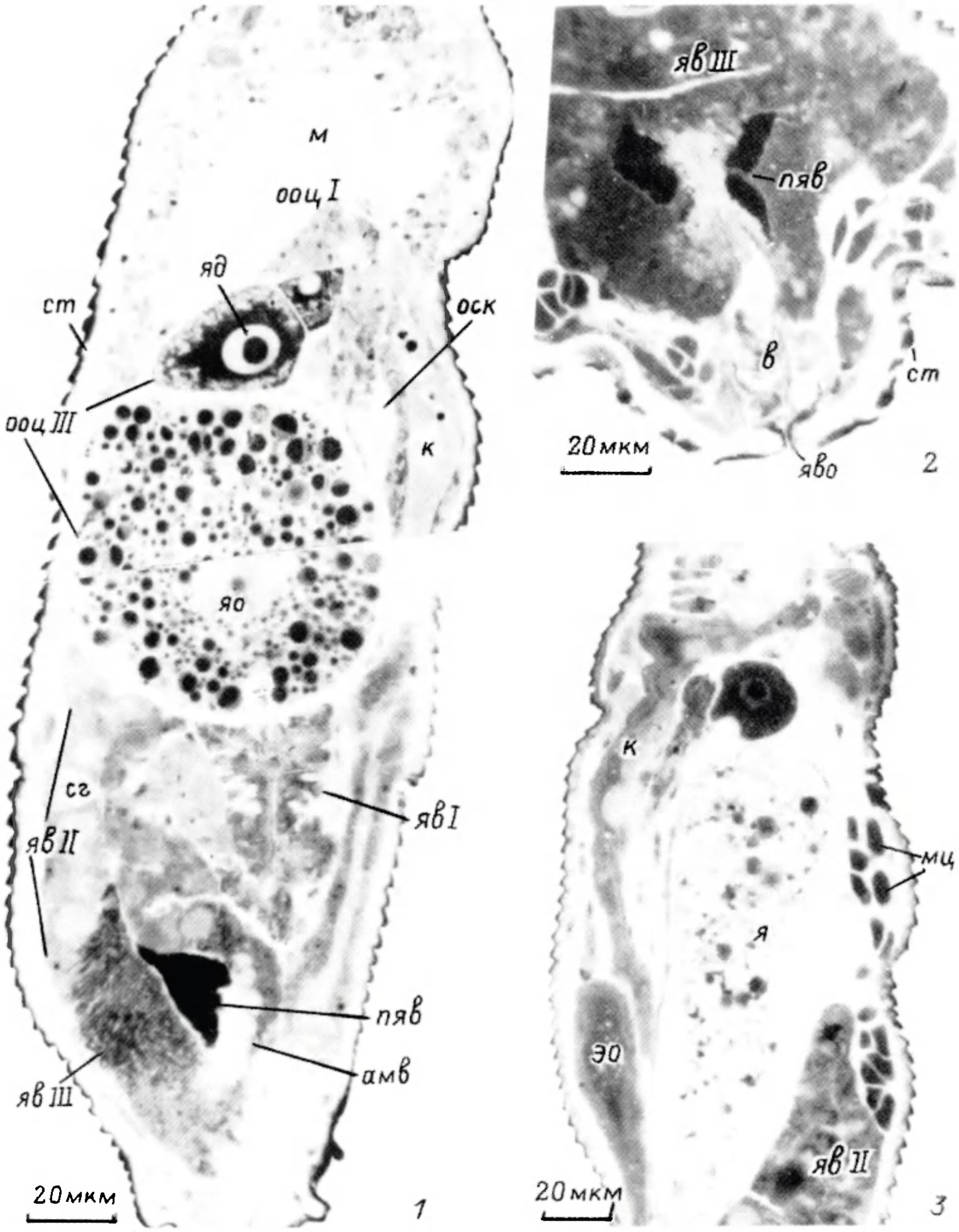

Рис. 2. Строение основных отделов женской репродуктивной системы *Myobia murismusculi*, по данным светооптического анализа (полутонкие срезы).

1 — продольный срез гистеросомы самки с незрелым ооцитом: *к* — средняя кишка, *м* — мозг; *2* — фронтальный срез дистальной части яйцевода: *яво* — яйцевыводное отверстие; *3* — продольный срез гистеросомы самки со зрелым яйцом: *мц* — мышцы ног, *эо* — экскреторный орган, *я* — яйцо.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Structure of main parts of the female reproductive system in *Myobia murismusculi* according to light optical analysis (semithin sections).

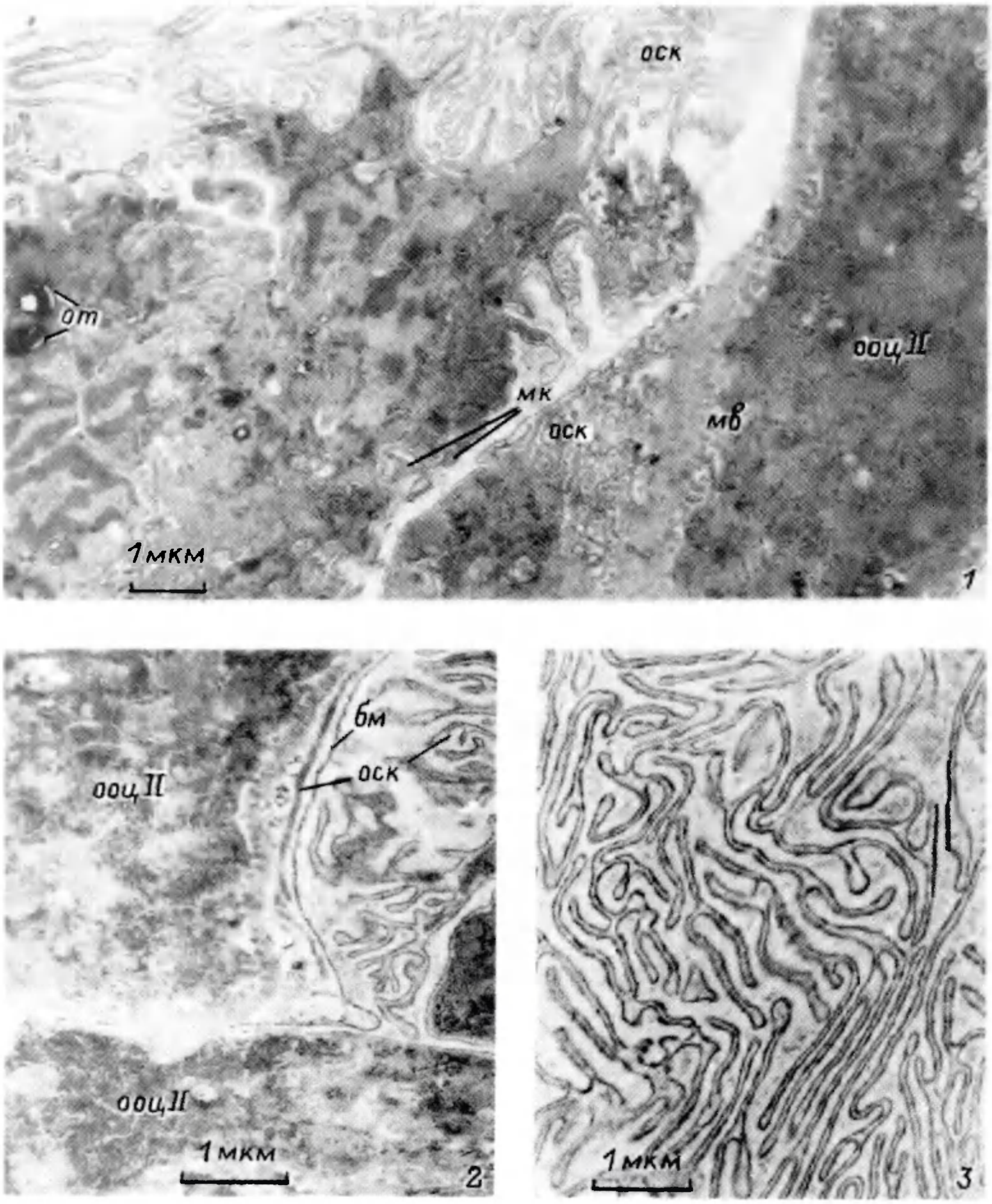

Рис. 3. Тонкое строение верхнего отдела яичника *Myobia murismusculi.*

1 — область перегиба гонады: *мк* — клетки мышечной оболочки гонады, *от* — остаточные тела в цитоплазме соматических клеток гонады; *2* — оболочка превителлогенного ооцита: *мв* — микроворсинки ооцита; *3* — отростки соматических клеток на самой верхушке гонады.

Остальные обозначения как на рис. 1.

Fig. 3. The fine structure of the .upper part of the ovary in *Myobia murismusculi.*

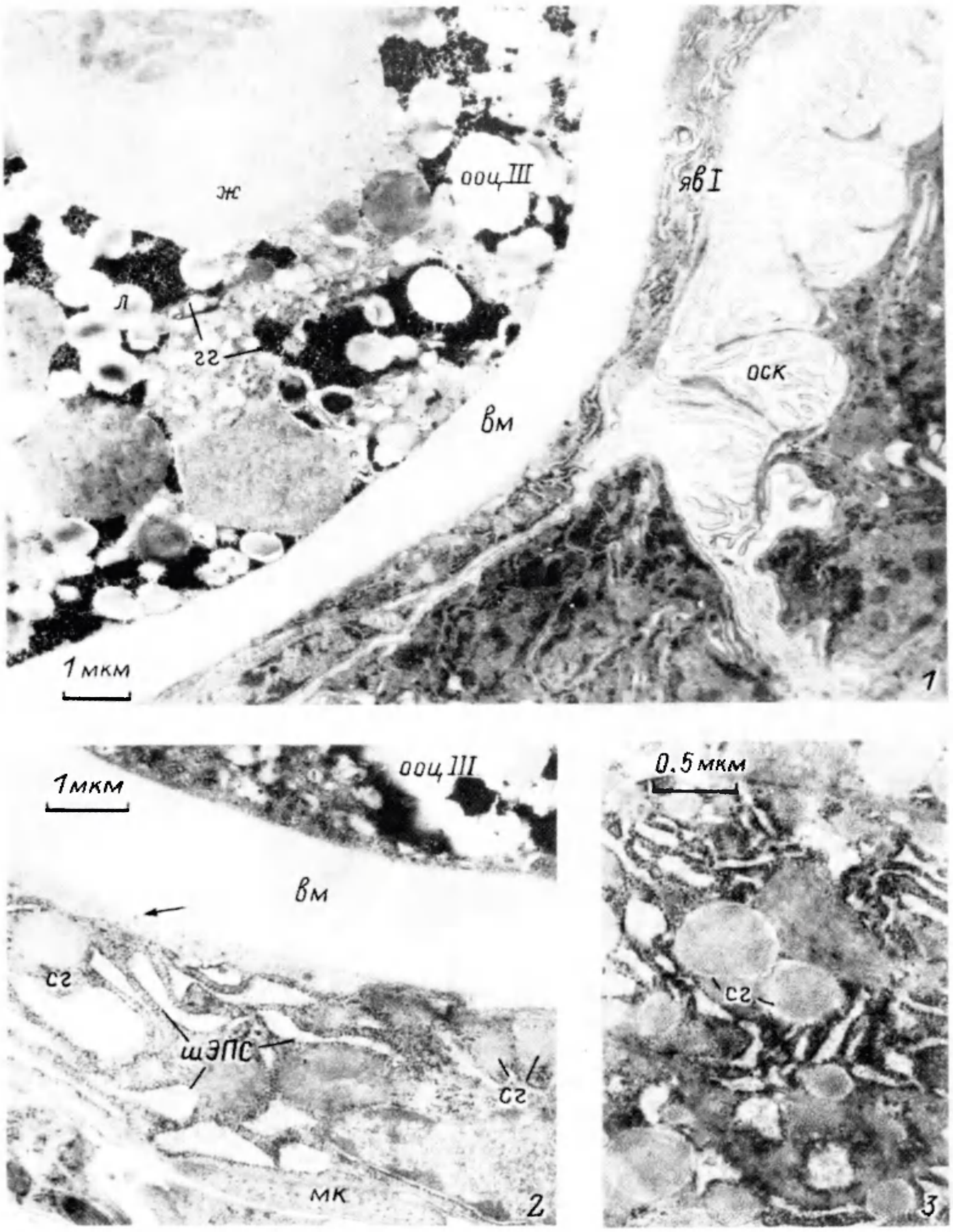

Рис. 4. Тонкое строение проксимального отдела яйцевода *Myobia murismusculi.*

1 — ооцит в I отделе яйцевода: *гг* — гранулы гликогена, *л* — липидные включения; *2* — фрагмент стенки яйцевода: *ш ЭПС* — шероховатая эндоплазматическая сеть. Стрелкой показан слой яйцевых оболочек, формируемый в этом отделе яйцевода; *3* — гранулы в клетках I отдела яйцевода.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 4. The fine structure of proximal part of the oviduct in *Myobia murismusculi.*

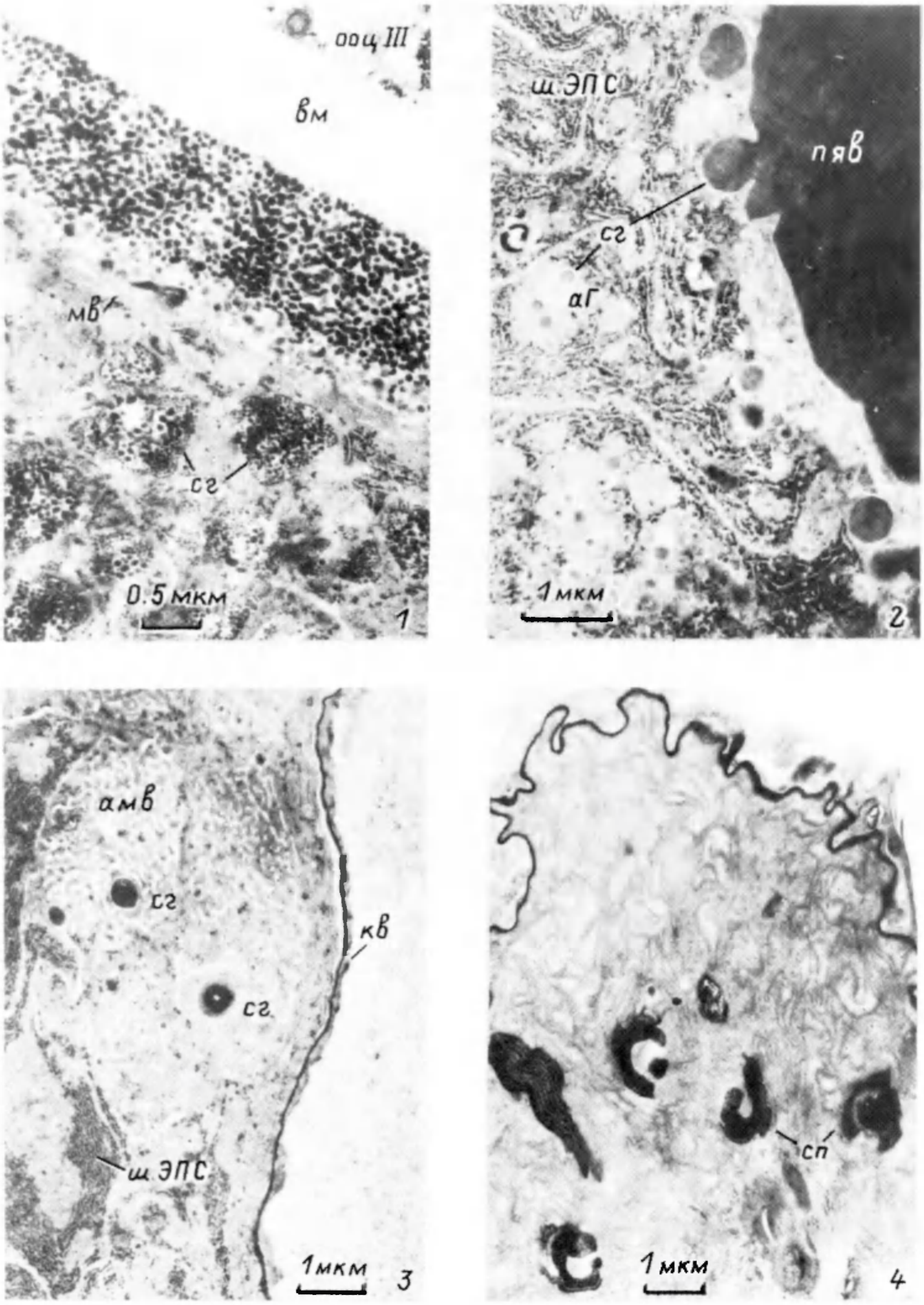

Рис. 5. Тонкое строение семяприемника и дистального отдела яйцевода *Myobia murismusculii* .

1 — секреторные гранулы на поверхности ооцита во II отделе яйцевода; *2* — выведение секрета в полость III отдела яйцевода: *аГ* — аппарат Гольджи; *3* — дистальная часть III отдела яйцевода: *кв* —кутикулярная выстилка полости органа; *4* — семяприемник: *сп* — спермии.

Остальные обозначения, как на рис. 1, 3, 4.

Fig. 5. Fine structure of receptaculum seminis and distal parts of the oviduct in *Myobia murismusculi.*